Aus dem botanischen Institut zu Breslau.

Beiträge zur Kenntnis der Splachnaceen mit besonderer Berücksichtigung der Gattung Splachnum

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der Hohen Philosophischen Fakultät der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität

zu Breslau

vorgelegt von

JOHANNES HOFFMANN

aus Breslau.

Promotion: 28. Juli 1926.

Breslau 1926

Druck der Buchdruckerei der Schles. Volkszeitung, G m. b. H., Breslau 1.

Rigorosum 19. Mai 1926.
Referent Geh.-R. Prof. Dr. Pax.

*

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

*

Gedruckt mit Genehmigung der Philosophischen Fakultät
zu Breslau.

Dem
Andenken meines
Vaters

Allgemeines.

Wohl als die eigenartigste Familie unter den Laubmoosen kann man die Splachnaceen bezeichnen, wegen der merkwürdigen morphologischen und anatomischen Gliederung, sowie der Anpassung an abnorme, biologische Verhältnisse. Im natürlichen System stehen die Splachnaceen am Ende der Gruppe der Funariales, an welche sich die Schistostegales anschließen. Außer den neueren systematischen Abhandlungen, in welchen die morphologischen und anatomischen Verhältnisse der Splachnaceen eingehend beschrieben sind (1, 2), sind bisher bemerkenswerte Angaben gemacht worden von Grebe (3), Haberlandt (4) und Vaizey (5). Bryhn (6) beobachtete die biologischen Verhältnisse von Splachnum und Tetraplodon, von Wettstein (7) beschrieb die Funktion des Spaltöffnungsapparates, bezugnehmend auf die Entomophilie dieser Gattungen.

Über die Verbreitung der Splachnaceen ist eine bemerkenswerte Arbeit von Hjalmar Möller (8) für das skandinavische Gebiet — vorzüglich für Schweden — geschaffen, in welchem der Verfasser an Hand reichlichen Herbarmaterials auch auf biologische Merkmale Rücksicht genommen hat.

Schließlich bleiben auch die an Kulturproben von Spl. pedunculatum von J. Schweizer (9) über Polyploidie angestellten Versuche noch zu erwähnen.

In vorliegender Arbeit war es mir Hauptaufgabe an Hand der maßgebenden Literatur sowie anatomischer Arbeiten und physiologischer Versuche für die Ursache der eigenartigen Standortsbedingungen, namentlich der bisher wenig ergründeten spezifischen

Substratwahl von Splachnum und Tetraplodon eine hinreichende Erklärung zu finden.

Über Sporenkeimung.

Von Herrn Dr. Hjalmar Möller mir gütigst zur Verfügung gestelltes Material schwedischer Splachnaceen ermöglichte mir, die Sporenkeimung zu beobachten. Bei meinen Versuchen hatte ich Erfolg mit folgenden Arten:

	gesammelt
Tayloria lingulata (Dicks.) Lindb.	12. VII. 1918.
Tayloria tenuis Schimp.	5. VII. 1921.
Tetraplodon angustatus (Sw.) Bryol. eur.	16. VI. 1925.
Tetraplodon bryoides Lindb.	16. VII. 1925.
Splachnum pedunculatum Lindb.	15. VII. 1925.
Splachnum vasculosum L.	15. VII. 1925.
Splachnum luteum L.	15. VII. 1925.

Als Nährboden wählte ich Mistagar, den ich aus einem kalten Auszug nicht sterilisierten Rindermistes mit angewärmter Agar-Agarlösung herstellte.

Auffallende Differenzen zwischen der Keimfähigkeit von Tayloriasporen und Splachneensporen, die wohl in der Abhängigkeit von der Lichtquelle begründet liegen, waren in kurzer Zeit festzustellen, wozu die winterlichen Verhältnisse — ich führte die Versuche im Januar 1926 aus — außerordentlich beitrugen.

Die Sporen der Tayloriaarten zeigten schon innerhalb 2 Tagen eine auffallende Veränderung, die in einer deutlichen Anschwellung bis zu zahlreichen lebhaft grün gefärbten Ausstülpungen des aus der Austrittsstelle des Exospors herauswachsenden Endospors zu erkennen waren, während die Splachneensporen vollkommen unverändert blieben oder höchstens spärliche Anfangsstadien zeigten, die ihr Wachstum bald einstellten und farblos wurden.

Wesentlich anders zeigte sich das Verhalten der Sporen im direkten Sonnenlicht. Der Keimungsprozeß vollzog sich bei allen angeführten Arten.

Es bildete sich zunächst eine Reihe von 4 bis 6 Zellen, worauf seitliche Abzweigungen erfolgten. Bemerkenswert erschien mir das völlige Ergrünen der Tetraplodon- und Splachnumsporen verbunden mit einer wurstförmigen Längsstreckung derselben, während Tayloria tenuis und namentlich T. lingulata die runde Form ihrer Sporen bewahrten, deren dunkle, bräunliche, vom Protonema kontrastierende Färbung verhältnismäßig spät in völlige Ergrünung überging. Alle Arten zeigten meist erst nach fortgeschrittener Entwicklung des primären Protonemafadens eine zweite seitliche Ausstülpung der Spore, die sich in der gleichen Weise entwickelte und keine Unterschiede von dem primären Faden aufwies. Aus den angeführten Versuchen wäre demnach ersichtlich, daß in der Tat für die Sporenkeimung von Splachnum und Tetraplodon ein starkes Lichtbedürfnis vorliegt, eine Tatsache, auf die bereits von Wettstein (7, 65) hingewiesen hat.

Ferner zeigten Keimungsversuche von Splachnum- und Tetraplodonsporen in mit Knopscher Nährlösung bereitetem Nähragar höchstens vereinzelt kümmerliche Anfangsstadien der Entwicklung, während die genannten Tayloriaarten wohl gediehen, Versuche, die mit Resultaten v. Wettsteins (7, 65) gleichfalls übereinstimmen und die Notwendigkeit von organischen Zersetzungsprodukten zur Entwicklung der Arten beweisen.

Protonema.

Die Entwicklung des Splachnumprotonemas beobachtete ich an Kulturen von Splachnum ampullaceum und Splachnum pedunculatum. Man kann daran unterscheiden:

1. Inhaltslose, braune Zellfäden, die im Substrat wuchern, gleich oder ungleich sich verzweigen und offenbar nur der Funktion der Nährstoffaufnahme dienen. Sie gleichen in ihrer Ausbildung den von der Pflanze gebildeten Rhizoiden.

2. Grüne Zellfäden, die die Oberfläche des Substrates bedecken und reichliche Verzweigung zeigen, das sog. Chloronema.

3. Farblose oder braun tingierte, auch mehr oder weniger chloroplasmahaltige Zellfäden — sogenannte Übergangsstadien.

Die Größe der verschiedenen Formen ist nicht einheitlich. Im allgemeinen sind die unter 1 angeführten Zellfäden stärker als die unter 2 genannten. Auf dünnen Agarkulturen kann man deutlich die unter 3 angeführten Übergangsstadien erkennen. Während der Fortentwickelung des Rasens verschwindet das Chloronema vollkommen, eine Tatsache, die wohl gleichfalls mit der bereits erwähnten außerordentlichen Lichtempfindlichkeit zusammenhängt.

Die bei Splachnum häufige, von der allgemeinen Regel abweichende Anlage senkrechter Querwände im Protonema ist bereits von J. Schweizer (9, 6) erwähnt worden.

Auffallend war ferner die stellenweise reichliche Verzweigung des Protonemas unter enger Umklammerung bestimmter Teile im Substrat, deren Charakter sich nicht mehr feststellen ließ. Die gleichen Erscheinungen zeigte ein ernährungsphysiologischer Versuch, bei welchem ich das Substrat eines zu

Untersuchungszwecken abgeschnittenen Rasens mit einem Phosphate und Karbonate mit Kalium, Natrium, Ammonium und Calcium, sowie organische Substanz enthaltenden Kunstdüngemittel bestreute, das infolge seiner granulosen Mischung sich auf die Zusammensetzung hin leicht prüfen ließ. Nach zirka 8 bis 10 Tagen fielen auf den aus weißen, amorphen, durch Verwitterung auf dem Substrat gelblich gefärbten, als Kalium-Ammoniumcarbonat leicht nachweisbaren Anteilen des erwähnten Kunstdüngers grüne Überzüge auf, die von Splachnum-Chloronema gebildet wurden. Das Chloronema war aus den Überresten der Rhizoiden, ja sogar aus freiliegenden Blättern ausgewachsen und hielt die in Zersetzung begriffenen stickstoffreichen Bestandteile des Nährmittels fest umklammert. Entwickelte Rasen, die ich mit dem Mittel in gleicher Weise behandelte, gingen in kurzer Zeit zugrunde.

Hieraus ist wohl zu ersehen, daß auch den assimilierenden Teilen des Splachnumprotonemas eine erhöhte Funktion, Nährstoffe zu absorbieren, zukommt, zumal ja auch bei dem natürlichen Substrat gerade an der Oberfläche ein intensiver Zersetzungsprozeß stattfindet.

Die Entwicklung des Protonemas von Splachnum ist ferner umso gesteigerter je größer der Feuchtigkeitsgehalt des Substrates ist. Ein am 29. Juni 1925 auf dem Altvater gesammelter, im Anfangsstadium der Entwicklung befindlicher Rasen hatte bereits Ende Juli die aus Rinderdung bestehende Unterlage von zirka 15 qcm vollkommen überzogen und zeigte förmlich polsterartige Wucherungen des Protonemas an den vom Wasser berührten Stellen. An sonnigen Tagen ließ sich auch eine reichliche Stärkeproduktion im Chloronema nachweisen.

Die Rhizoiden.

Die aus den peripheren Zellen des Stämmchens entsprossenen Rhizoiden unterscheiden sich im Jugendstadium in keiner Weise von dem Chloronema, und dies gilt besonders für die oberhalb oder unterhalb einer Blattinsertion entsprossenden Rhizoidbüschel, die meist Chlorophyll enthalten und eine ungefärbte Membran besitzen.

Die verschiedene Ausbildung der Rhizoiden bei Splachnum und Tetraplodon erscheint mir hinsichtlich der biologischen Merkmale dieser beiden Gattungen von besonderer Bedeutung.

J. Schweizer (9, 6) unterscheidet für Spl. pedunculatum verschiedene Formen von Rhizoidfäden, was übrigens auch für die übrigen Arten der Gattung Splachnum durchaus zutrifft, nämlich: Hauptstränge mit kräftiger, gebräunter Membran und schiefen Querwänden, gleichgroße, farblose Zellfäden und kurze, wenig verzweigte, stark gebräunte Fäden mit kräftiger Membran, welch letztere nach J. Schweizer vorzüglich zur Befestigung der Pflanze dienen sollen. Namentlich an letzteren zeigten sich mitunter Schwellungen, besonders oberhalb oder unterhalb von Verzweigungsstellen. Doch konnte ich eine Perforation von Zellwänden verfaulender Pflanzenteile durch diese Rhizoiden, wie sie Haberlandt (4, 478—479) für mehrere Laubmoose angibt, nicht feststellen.

Paul (10, 248) stellt die Anpassung von Moosen an eine echt saprophytische Lebensweise, d. h. die Fähigkeit Zellulosemembran zu lösen, für die Splachnaceen wie überhaupt für die Laubmoose im allgemeinen in Abrede. Die Arten der Gattung Tetraplodon unterscheiden sich von denen von Splachnum durch das Auftreten eines dichten Rhizoidenfilzes am Stämmchen, bestehend aus zahlreichen, innig verschlungenen, gleich-

mäßig starken Fäden von eigentümlicher rotbrauner Färbung, der das Stämmchen vor äußeren Einflüssen schützend umgibt.

Der Gametophyt.

Die Entwicklung des Gametophyten ist für Splachnum pedunculatum Lindb. bereits von J. Schweizer (9, 7) näher beschrieben worden und erfolgt in derselben Weise und unter denselben Bedingungen auch für Splachnum ampullaceum L. Ausstülpungen des Chloronemas, die zunächst Neuanlagen von Seitenzweigen vollkommen gleichen, entwickeln sich zur Moosknospe, aus der dann der Gametophyt hervorwächst.

Bereits bei der Knospenbildung werden die frühesten Blätter entwickelt, die verhältnismäßig klein sind. Man kann am Gametophyten von Splachnum im allgemeinen zwischen Niederblättern, Stengelblättern und Perichätialblättern unterscheiden, deren Merkmale ich an lebendem Material von Spl. pedunculatum und Spl. ampullaceum studierte. Die Zahl der Niederblätter beträgt durchschnittlich 3—4, die der Stengelblätter meist 6, und meist 5 die der Hüllblätter. Die Perichätialblätter hüllen die Archegonien ein, sind am Grunde zu einer scheidigen Basis vereinigt und umschließen eine den Sproß fortsetzende Achse, die später die Archegonien trägt. Die stark verbreiterte Blattrippe ist grün, während die der bedeutend kleineren Stengelblätter mehr oder weniger bräunlich gefärbt erscheint.

Bei günstigen Lichtverhältnissen findet lebhafte Assimilation und somit reichliche Stärkebildung statt, die bei beginnendem Herbst erheblich nachläßt und bei Warmhauskulturen bis zum kommenden Frühjahr kaum nachzuweisen ist.

Die von mir als Niederblätter bezeichneten Organe unterscheiden sich von den soeben beschriebenen durch ihre geringere Größe und ihre Armut an Chloroplasma, weshalb die Bezeichnung Niederblätter wohl berechtigt ist. Hier findet sich in fast jeder Zelle ein, selten mehrere ölartige Körper in Tropfenform, meist von der Größe eines Zellkernes, die schwach-gelb bis orange gefärbt sind. In absolutem Alkohol, Chloroform, Xylol, Schwefelkohlenstoff und Äther lösen sie sich, werden anderseits durch Salzsäure und Kalilauge nicht verändert. Bei Zusatz von Osmiumsäure und Schwefelsäure tritt intensive Bräunung ein. Sicher handelt es sich nur um ein von Artur Meyer (12, 324) als Mesekret bezeichnetes Abfallprodukt des Protoplasmas, das im Cytoplasma der Zellen abgelagert wird, also keinen Gebrauchsstoff für die Pflanze darstellt, zumal es längere Zeit in unverändertem Zustande in den Zellen gespeichert bleibt.

Nähere Angaben über diese ölartigen Abbaustoffe sind bisher für die Laubmoose nicht bekannt geworden. Die gelbe bis weinrote Färbung läßt nach den Reaktionen auf Karotinfarbstoffe schließen.

In der Form der Blätter zeigen Spl. pedunculatum Lindb. und Spl. vasculosum L. weitgehende Übereinstimmungen, eine Tatsache, die ich namentlich an Kulturformen von ersterer gut beobachten konnte. Bezeichnend hierfür ist einmal die bisher nicht bestätigte Angabe in Mildes Moosflora (13, 187), nach welcher Spl. vasculosum im Riesengebirge beobachtet worden sein soll, ferner die Angabe eines Fundes im Harz (2, 170), deren Tatsächlichkeit von Quelle (14, 117) auf Grund eingehender Untersuchung des fraglichen Rasens in Abrede gestellt wird.

Die in der Form sich gleichenden Blätter von Spl. rubrum L. und Spl. luteum L. unterscheiden sich durch

die verschiedenartige Zähnelung des Blattrandes. Während bei Spl. luteum die Randzellen des Blattes regelmäßig mit einer Ecke hervortreten, treten bei Spl. rubrum in unreglmäßigen Abständen ganze Zellen heraus, gewissermaßen einen unterbrochen gezähnten Blattrand bildend.

Das regelmäßig gezähnte Blatt von Sp. ampullaceum L. hat wiederum eine mehr lanzettliche Form. Demnach ergibt sich für sterile Arten europäischer Splachnumarten nachstehender Bestimmungsschlüssel:

Rasen freudig grün, fast immer nachweisbar auf Rindermist oder ähnlichem Substrat wachsend, Blätter weich, aufrecht abstehend. Nur an feuchten Stellen! Splachnum.

I. Blattrand von Mitte bis Spitze regelmäßig gezähnt.
   1. Blätter etwas länger als breit.
      a) Zähne regelmäßig, von Ecken der Randzellen gebildet. Spl. luteum L.
      b) Zähne unregelmäßig, von ganzen Randzellen gebildet. Spl. rubrum L.
   2. Blätter lanzettlich, doppelt so lang als breit, Zähne regelmäßig. Spl. ampullaceum L.

II. Blattrand glatt, Zähne höchstens angedeutet.
   1. Blätter meist in eine Pfriemenspitze auslaufend. Spl. pedunculatum Lindb.
   2. Blattspitze meist stumpflich. Spl. vasculosum L.

Spl. melanocaulon, als Variation von Spl. luteum L. angesehen, zeigt an den Blättern keine charakteristischen Unterschiede von dieser Art. Die Blätter der Splachnaceen sind einschichtig bis auf die Blattrippe, deren Bau von Limpricht (2) genau beschrieben ist. An lebendem Material von Splachnum pedunculatum und Spl. ampullaceum ließ sich an den von der Spitze bis zur Basis laufenden

rhombischen Randzellen, an der Blattspitze selbst und der Blattrippe eine größere Widerstandsfähigkeit gegen Schwefelsäure sowie eine Gelbfärbung mit Kalilauge feststellen.

Die männlichen Sprosse von Spl. ampullaceum L. und Spl. pedunculatum Lindb. fand ich teils vermischt mit den weiblichen, teils bildeten sie eigene Bestände im Rasen. Sie werden bis 3 cm hoch. Beide Arten zeigen strenge Dioecie, was bereits J. Schweizer (9, 8) für letztere nachgewiesen hat.

Der Bau des Stämmchens.

Der Bau des Moosstämmchens spielt in der Frage der Substratverhältnisse für die Splachnaceen, insbesondere für Splachnum und Tetraplodon eine nicht unwesentliche Rolle. Für alle von mir untersuchten Arten dieser beiden Gattungen ließ sich eine für die eigene Gattung einheitliche, von der verwandten jedoch abweichende Ausbildung der Zellen nachweisen.

Successive Querschnitte in akropetaler Reihenfolge an einem Stengel fruchtender Splachnumarten, deren Gametophyten sehr kurz blieben, ergaben folgendes Bild: Im untersten Teile des Stämmchens bilden verschieden große Zellen, deren Fortsetzung die Rhizoiden sind, einen lockeren Zusammenhang, so daß diese Schnitte bereits bei geringem Druck auf das Deckglas leicht zerfielen.

An der Peripherie fällt eine Reihe von Zellen durch ihr kleineres Lumen, eine bräunliche Färbung und kräftigere Membran auf. Bald kann man die Bildung von Blattspuren deutlich verfolgen, während an Stelle des Zentralstranges 2—3 auffallend große (35—45 μ) plasmaarme Zellen zu finden sind., um die sich nach der Peripherie hin an Umfang abnehmende,

an Gehalt von plastischen Stoffen zunehmende Zellen gruppieren. Diese beschriebene Anordnung der Zellen — also ohne Herausbildung eines typischen Zentralstranges — konnte ich an fruchtenden Exemplaren von Spl. luteum L., Spl. ampullaceum L. und Spl. vasculosum L. deren Gametophyten freilich nur kurz entwickelt waren, bis an den Fuß der Seta verfolgen. An üppig gewachsenem, fruchtenden oder sterilen Material von Splachnum ließ sich der Zentralstrang von den untersten Partien bis fast zur Spitze nachweisen. Ein Querschnitt ergibt dann folgendes Bild: Die Mitte wird von dem gut abgegrenzten zentralen Gewebe gebildet, dessen meist fünfkantige Zellen dünnwandig sind und nur an den Ecken verdickt erscheinen. Diese als Hydroiden bezeichneten Zellen werden umgrenzt vom Rindenparenchym, gleichfalls meist fünfkantigen Zellen mit stärkerer Membran nach der Peripherie zu. Einige fallen durch ihre bedeutende Größe auf und werden von 4—5 kleineren regelmäßig umsäumt, doch ist diesen wohl keine besondere Funktion zuzuschreiben. Die Peripherie wird von einer Reihe bräunlich gefärbter, starkwandiger, rundlicher Zellen (10—15 μ) gebildet, wie ich sie oben bereits erwähnt habe. Hier beträgt die Stärke der Membran ca. 5 μ an jeder Kante, während schon die zunächst liegenden nur tangentiale und radiale Wandverdickungen zeigen.

Wesentliche Abweichungen zeigt der Bau des Tetraplodonstämmchens. Schon das Fehlen der Blattspuren im Leptoidenteil hat eine sehr gleichmäßige Ausbildung des Parenchyms zur Folge. Auch hier haben wir ein zentrales Zellgewebe, das dem des Splachnumstämmchens völlig gleicht. Das Leptoidenparenchym besteht aus gleichmäßig großen (35—40 μ), sechskantigen Zellen. Auch hier kann man die eben

beschriebenen, auffallend großen (50 μ) Zellen beobachten. Die die Peripherie begrenzenden Zellen sind hier gleichfalls dickwandig mit braun gefärbter Membran, unterscheiden sich jedoch von Splachnum durch eine geringere Größe (8—10 μ), sowie eine gewisse tangentiale Streckung. Eine zweite stellenweise von Parenchym unterbrochene Zellreihe ist an die äußerste Lage angeschlossen. Auch hier haben wir eine gleichmäßige Verdickung der Membran, die auf die Radialwände der anschließenden, großlumigen Leptoiden noch übergeht.

Stärke ist namentlich an der Peripherie oft reichlich nachweisbar. Meist hängt sie in Klumpen zusammen. Seltener sind Einzelkörner von kugeliger bis unregelmäßig keulenförmiger Gestalt (2—4 μ) sichtbar.

Tüpfel sind namentlich dort nachweisbar, wo der Fuß des Sporogons sich befindet. Es ist jedoch eine Vorbehandlung mit Jodjodschwefelsäure oder verdünnter Schwefelsäure notwendig, um dieselben sichtbar zu machen.

Die Fähigkeit des Zentralstranges, Wasser zu leiten, konnte ich an lebendem Material von Splachnum pedunculatum Lindb. und Spl. ampullaceum L. vermittels einer wässrigen Eosinlösung nachweisen. Dieselbe stieg in 3—4 cm langen, sterilen Pflänzchen innerhalb 5 Minuten bis zur halben Höhe.

Der nach Haberlandt (4, 373—423) mit wasserleitenden Tracheiden vergleichbare Zentralstrang zeigt demnach eine hervorragende Leitfähigkeit für Splachnum. Infolge des relativ späten Eintretens der Lösung in die Blattspuren bzw. in die Blätter halte ich die Anlage des Zentralstranges hauptsächlich bedingt aus der Notwendigkeit der Zufuhr von Wasser und gelösten Nährstoffen zu den entlegenen jüngsten Vegetationspunkten. Freilich geschieht die

Feuchtigkeitszufuhr auch von außen her, und ein Versuch in trockenem Raume lehrt, daß namentlich bei Splachnum der Zentralstrang allein nicht in der Lage ist, die Pflanze ausreichend mit Wasser zu versorgen.

Ein Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer ausgewachsenen sterilen Pflanze zeigt bereits in den höchsten Lagen eine ausgesprochene Veränderung der zur Anlage des zentralen Gewebes bestimmten Zellen.

Zentralstrang wie Blattspuren geben mit Chlorzinkjod ohne Vorbehandlung mit Kalilauge die Zellulosereaktion.

Der Sporophyt.

Die Behandlung des Sporophyten erstreckte sich fast ausschließlich auf junges Herbarmaterial. Bei meinen reichlichen Funden im Altvater wie im Riesengebirge war auch nicht ein fruchtreifes Exemplar trotz vorgerückter Jahreszeit festzustellen, eine Erscheinung, deren wahrscheinliche Ursachen ich später noch erwähne.

Schon im jugendlichen Stadium dringt der Fuß des Sporophyten tief in die Mutterpflanze ein, und ein Längsschnitt durch Vaginula und Fuß zeigt sowohl in allen Zellen des Fußteiles wie in dem umgebenden parenchymatischen Gewebe reichliche Plasmaansammlungen. Auch hier entsteht im zentralen Teile das dünnwandige Gewebe der Hydroiden, umgeben von großen parenchymatischen Zellen, deren peripherische Reihe palissadenförmig angeordnet ist.

Das Rindengewebe der Seta der Splachneen besteht aus 2 Teilen, nämlich einem äußeren starkverdickten sklerenchymatischen und einem inneren, dünnwandigen Parenchym.

Stärke ist meist nur in ersterem nachweisbar, nie jedoch im zentralen Teil. Das Sklerenchym besteht bei Splachnum nur aus einer geschlossenen Reihe

stark verdickter, kutinisierter Zellen. Meist schon die darunter liegenden Zellen sind durch ihr großes Lumen als dem Parenchym angehörend erkenntlich. Alle Arten von Tetraplodon weisen mehrere Reihen sklerenchymatischer Zellen auf. Der Übergang zu dem großlumigen, dünnwandigen Parenchym ist kein allmählicher.

Der Hydromstrang ist zartwandig, gut abgegrenzt und dient gleichfalls zur Leitung des Wassers und wasserlöslicher Salze. Die Zellwände sind häufig aufgelöst, sodaß ein interzellularer Kanal entsteht. In diesem konnte ich z. B. häufig mit Platinchlorid große Kristallformen von Kalium-Platinchlorid nachweisen. (23, 107.)

Die Zellulosereaktion verläuft für die Seta ohne Vorbehandlung mit Kalilauge negativ. Nur bei den Arten der Gattung Splachnum tritt unterhalb der Apophyse im obersten, oft farblosen Teile der Seta eine Färbung ein.

Die Apophyse ist wohl der interessanteste Teil des Sporogons. Haben wir doch hier eine für die Splachneen eigenartige Einrichtung, die sich nach Wettstein (7, 67) aus einem Schauapparat, einem Duft- und einem Sekretionsapparat zusammensetzt.

Die Apophyse der Arten von Splachnum unterscheidet sich bekanntlich von der von Tetraplodon durch ihre birnen- bis zwiebelförmige, bei den Umbracularia gar schirmförmige Verbreiterung. Die morphologischen und anatomischen Merkmale sind außer in den systematischen Zusammenstellungen namentlich für Spl. ampullaceum Lindb., Spl. pedunculatum L., Spl. vasculosum L. von Haberlandt (4), eingehender für Spl. luteum von Vaizey (5) untersucht worden. Wertvoll sind die Untersuchungen, die von Wettstein jüngst über den Spaltöffnungsapparat

von Splachnum und Tetraplodon machte (7). Hier tritt ein wahrscheinlich in der Apophyse gebildetes Sekret, das von Wettstein (7, 74) als einen Stoff aus der Indolgruppe analysierte, hervor und verursacht einen Duft nach Käse von derartiger Intensität, daß nach Verfasser ein Rasen imstande ist, damit ein mittleres Zimmer zu erfüllen. An einer kleinen Probe frischen Materiales von Spl. ampullaceum, das mir von Koppe, Berlin, zugesandt wurde, konnte ich diesen intensiven, eigenartig dumpfigen Geruch der in Seidenpapier aufbewahrten Kapseln selbst nach 2 Wochen noch deutlich wahrnehmen, wobei ich bemerken möchte, daß das aus Rindermist bestehende Substrat absolut geruchlos war. Der Hinweis von Wettsteins (7, 75) auf einen ursächlichen Zusammenhang mit dem Substrat gewinnt an Bedeutung, da Splachnum und Tetraplodon anscheinend nur auf einem dem Fäulnisprozeß unterworfenen Substrat sich ansiedeln, welches bekanntlich reich an Indol und Skatol bildenden Bakterien ist. Anderseits ist den systematisch nahestehenden Arten der Gattung Tayloria, die nicht unbedingt an Fäulnissubstrat gebunden sind, demnach eine Verbreitung durch Fliegen nicht benötigen, dieser Stoff bisher nicht nachgewiesen worden.

Die Zahl der Spaltöffnungen ist bei Tetraplodon verhältnismäßig größer als bei Splachnum. Besonders reichlich fand ich sie bei entwickelten Sporogonen von Tetraplodon bryoides Lindb. (über 50), während sich die Zahl der Spaltöffnungen bei Splachnum meist zwischen 25 und 35 bewegte.

Eine Eigentümlichkeit der Arten von Splachnum ist der bekannte Schrumpfungs- und Streckungsprozeß der Urne, wodurch ein Heraustreten der Columella bei Trockenheit, ein Verschwinden derselben bei Luftfeuchtigkeit hervorgerufen wird, wie Bryhn (6) näher

beschrieben hat. Man kann diesen Vorgang selbst an nicht zu altem Herbarmaterial noch beobachten.

Die Epidermiszellen der Splachnumurne sind quadratisch, nach der Apophyse zu längs gestreckt. Bei Tetraplodon erfahren alle Zellen eine starke Längsstreckung, sowie eine kräftige Ausbildung der Längswände.

Da die Urnenwand eine direkte Fortsetzung der Apophysenepidermis bildet, die ja bei Splachnum auffallend entwickelt ist, und deren Zellen sich je nach der Luftfeuchtigkeit gleichfalls kontrahieren und ausdehnen, könnte man vielleicht auf eine Beteiligung derselben am Schrumpfungs- und Streckungsvorgange schließen.

Das Peristom zeigt bei Splachnum und Tetraplodon im Längsschnitt auf der Außenseite winzige papillöse Ausstülpungen. Das Verschließen der Urne erfolgt bei Benetzung mit Wasser binnen wenigen Sekunden. Bei Splachnum befindet sich unter der gelbbraunen Columellascheibe, die aus oval geformten Zellen besteht und auf Chlorzinkjod deutlich reagiert, noch eine zweite schwache ringförmige Erweiterung.

Biologische Merkmale.

Für die Vegetationsbedingungen der Splachnaceen lassen sich bei eingehender Betrachtung der Standortsverhältnisse Richtlinien ziehen, die mit Rücksicht auf die Anatomie der speziellen Substratwahl ziemlich entsprechen.

In der Zusammenstellung der europäischen Laubmoose von Roth (16, 520—536) finden wir für Tayloria angegeben: Auf feuchtem verwitterten Kuhdünger, seltener am Fuße von Baumstämmen, — für Splachnum: auf moderndem Rindviehdünger, seltener auf Humus gedeihend — für Tetraplodon: auf Exkrementen der Carnivoren, auf Leichen kleiner Nagetiere.

Herzog (17, 113) spricht in seiner Geographie der Laubmoose von einer Linie des Stickstoffbedarfs, die von Tayloria splachnoides über T. serrata, Dissodon zu den Splachneen aufsteigt.

Eine eingehende Kenntnis in der Substratwahl zu erhalten ist insofern schwierig, als in den Herbarien zwar die Standorte angegeben, die Substratverhältnisse jedoch meist unberücksichtigt gelassen sind.

An Hand des mir zugänglichen Herbarmateriales sowie zahlreicher Literaturangaben bin ich zu folgenden Resultaten gekommen.

Von den Taylorioideen weisen nur Tayloria serrata (Hedw.) Bryol. europ., Tayl. acuminata (Schleich.) Hornsch., Tayl. splachnoides Schleich. und Tayl. tenuis (Dichs.) Schimp., sowie die von Brotherus (1, 338) als Rindviehdüngerbewohner der südlichen Hemisphaere erwähnten Arten der Untergattung Eremodon auf eine koprofile Lebensweise hin.

Dennoch beweisen zahlreiche Funde, von denen ich nur wichtige erwähne, daß auch diese Arten durchaus nicht an Fäulnissubstrat gebunden sind.

T. serrata fand Möller (8, 64) auf grasbewachsenen Stellen, Limpricht auf Marmorfelsen*), Kern auf Humus*), Sana (8, 64) auf einer Steinmauer, Grape auf Erde (8, 64). Gleichfalls auf grasiger Mauer gedeihend fand Arnthal (2, 152) Tayl. acuminata, für das Gander (2, 152) sogar einen Ameisenhaufen als Substrat angibt. Bei Tayl. splachnoides bemerkt Hartmann (8, 58) ausdrücklich: auf feuchter Mulde gedeihend, ohne tierische Reste im Substrate zu fordern. Möller (8, 58) auf Walderde bei Bächen, zwischen Steinen, auf feuchten Hügeln. Auch für T. tenuis, die gern als koprofile Art betrachtet wird, waren die Standorte meist nasser Sand, Sendtner (2, 151) Torfboden, Schimper*, feuchter Felsboden, Ludwig (2, 151) Kern*, Loeske*. Bemerkenswert ist der Hinweis Möllers (8, 60): auf altem Mist gedeihend; wenn dieser derart zersetzt ist, daß Splachnumarten nicht mehr fortkommen können, wird deren Platz häufig von T. tenuis eingenommen.

Für die anderen in Europa heimischen Taylorioideen habe ich fast ausschließlich Standortsangaben gefunden, die ein rein koprofiles Wachstum ausschließen. Im Allgemeinen sind die Taylorioideen neben einigen ausgesprochenen Baumbesiedlern Bewohner feuchter, felsiger Stellen.

Ganz anders gestalten sich die biologischen Verhältnisse bei den Splachneen. Hier haben wir echte hoprofile Pflanzen, die zweckmäßig nur auf Fäulnissubstrat gedeihen können, und zwar Splachnum fast ausschließlich auf Rindermist, Tetraplodon wiederum mehr auf Tierleichen. Doch gibt es auch hier zahlreiche Ausnahmen, sodaß sich die allgemeine Ansicht

wie z. B. Herzog (17, 113): Tetraplodon komme wohl stets nur auf den Überresten kleiner Tiere vor, nicht aufrecht halten läßt. Möller (8—44, 52, 54) gibt verschiedentlich Rindermist an sonnigen Standorten an. Bezeichnenswert ist eine Stelle, an der er über T. angustatus (Hag.) Bryol. europ. bemerkt: „auf Pferde- und Kuhmist, auf ersterem z. B. an einer sonnigen Landstraße" — also ohne reichliche Feuchtigkeit zu fordern. Kern* gibt z. B. für Tetraplodon urceolatus Bryol. Eur. und T. unioides Bryol. Eur. fast ausschließlich Rindermist als Substrat an.

Die Tatsache, daß die Vertreter der Gattung Tetraplodon häufig auf den Kadavern kleiner Nagetiere usw. in prachtvoller Entwicklung gefunden werden, dürfte aus folgendem begründet werden. Während Splachnum nach Bryhn (6, 50) in der Regel einjährig ist, entwickelt sich Tetraplodon, Bryhn (6, 50) mehrere Jahre hindurch zu dichten, in sich verwobenen und verfilzten Rasen von ziemlicher Höhe, an denen man den jährlichen Zuwachs beinahe ablesen kann. So habe ich Exsiccaten von T. urceolatus Bryol. Eur. von ca. 10 cm, von T. unioides Bryol. Eur. von ca. 15 cm Höhe gesehen, die ein typisches etagenförmiges Wachstum zeigten. Meines Erachtens ist die Tatsache, daß ein aus leicht zerfallenden Fäkalien bestehendes Substrat, das nebenbei durch Ausspülung seiner Nährstoffe bald beraubt ist, den mehrjährigen Arten der Gattung Tetraplodon keine lange Entwicklungsmöglichkeit bietet, sicher von maßgebender Bedeutung für das seltenere Vorkommen der Gattung auf diesem Substrat.

Die von mir im Riesengebirge sowie auf dem Altvater beobachteten Rasen von Spl. pedunculatum Lindb. und Spl. ampullaceum L. wuchsen stets auf

*) Herbarangaben aus dem Botanischen Institut Breslau.

Rindermist bzw. harndurchtränktem Boden in der Nähe von Dungstätten, ohne jemals den Rand ersteren Substrates zu überschreiten, und zwar auf feuchten, von Bächen durchrieselten Wiesen bzw. auf Hängen in der Nebelregion. Licht, Feuchtigkeit und faulendes Substrat sind die Hauptbedingungen für eine gedeihliche Entwicklung der Splachnumarten. Namentlich das Fehlen der Feuchtigkeit hat ein unfehlbares Absterben der Pflanzen zur Folge, wie ich in trockenen Perioden des niederschlagsreichen Jahres 1925 im Riesengebirge beobachten konnte. Kulturen werden z. B. zerstört, wenn sie trotz feuchten Nährbodens einige Tage trockener Luft ausgesetzt sind.

Möller (8, 19) bemerkt über Spl. ampullaceum L. und Spl. pedunculatum Lindb., daß diese Arten nicht in dem Maße Feuchtigkeit fordern wie Spl. rubrum L., Spl. luteum L. und Spl. vasculosum L.

Auf Sand, Gartenerde oder Humus übertragene Pflänzchen von Spl. ampullaceum und Spl. pedunculatum gingen bald ein. Sporogonbildungen, wie ich sie auf natürlichem Substrat in den Anfangsstadien entwickelt sah, wurden in keinem Falle beobachtet. Rindermist, der den Fäulnisprozeß bereits überstanden hat, ist für Splachnum — wie bereits früher angeführt — nicht mehr geeignet. Die Rasen verfallen, und aus den Überresten entwickeln sich höchstens niedrige, steril bleibende Pflänzchen. Mit einem wäßrigen Auszug aus Rindermist oder mit Urin vom Grunde aus durchtränkt, läßt sich bald eine energische Regeneration des Rasens nebst starker Protonemabildung an der Oberfläche des Substrates erzielen. Bei Zusatz von künstlichen Stickstoffdüngemitteln, die mir von der badischen Anilin- und Sodafabrik gütigst zur Verfügung gestellt wurden, hatte ich bei den mit Kalksalpeter versetzten Kulturen einen

wesentlichen Erfolg, der darin bestand, daß aus Stengel und Blättern der Pflänzchen zahlreiche Protonemafäden starr heraustraten und den Pflanzen ein eigentümliches Aussehen gaben, — sicher ein weiterer Beweis dafür, daß Splachnum von den in den Fäulnisprodukten durch Nitratbildner gebildeten Nitraten abhängig ist, zumal Calciumnitrat für Stickstoffpflanzen eine wesentliche Rolle spielt (22, 132). Hier sei bemerkt, daß O. v. Linstrow (18) in einer Zusammenstellung von Salpeter- und Ammoniumpflanzen auch Splachnum anführt. Den Ammoniumnachweis führte ich nach Molisch (15, 65) aus. Ammoniumsalze und Nitrate (23, 82) ließen sich bei größeren Mengen Materials nachweisen. Auffallend und bisher nicht erörtert ist die verschiedenartige Entwicklung steriler und fertiler Sprosse bei Splachnum.

In dem regenreichen Jahre 1925 habe ich unter meinen zahlreichen Funden von Spl. ampullaceum L. und Spl. pedunculatum Lindb. nicht ein fruchtreifes Exemplar gehabt, obgleich ich selbst im Herbst auf den oft 3—5 cm hohen Gametophyten häufig Sporophyten im ersten Entwicklungsstadium feststellte, während ja die Gametophyten fruchtreifer Exemplare meist verschwindend klein sind.

Die Verbreitung der Gattung Splachnum.

Aus der Verbreitung der Gattung Splachnum ist zu ersehen, daß wir einen alten Typ in ihr finden, der höchstwahrscheinlich schon in der Tertiärzeit existierte. Dafür spricht die weite Ausbreitung über die Erde sowie das zerstückelte Areal.

Bisher nachgewiesen wurden: Splachnum rubrum L., Spl. luteum L., Spl. lut. var. melanocaulon Schw., Spl. vasculosum L., Spl. australe, Spl. Gunii Hook et Wils, Spl. Adolf Friederici Broth., ferner je eine

noch unbenannte Art aus Neu-Guinea, den Anden und Peru, die Spl. ampullaceum nahestehen. Es ist wohl nicht unwahrscheinlich, daß noch weitere Arten sich auffinden lassen werden. Während Spl. australe Hag. in Nordamerika, Spl. Gunii in Tasmanien, Spl. Adolf. Friederici in D.-O.-Afrika heimisch sind, liegt das Hauptverbreitungsgebiet der Gattung in Sibirien. Aus den Funden, die Arnell (19) im Altai, namentlich im Jenisseital machte, kann man weiterhin schließen, daß sich die Gattung während der Eiszeit mit allen Arten dorthin zurückzog und später über Finnland nach Skandinavien wanderte, zumal in den Alpen nur Spl. pedunculatum zu finden ist. Spl. pedunculatum und Spl. vasculosum erreichen bei Dudinca in Sibirien die Arktis; letztere Art ist auch auf Grönland häufig. Durch das subarktische Sibirien, vom Ural über die russischen Ostseeländer, über Finnland, Lappland und Skandinavien zieht sich das Areal, in welchem wir alle europäischen Arten finden, während Mitteleuropa nur 2 Arten, nämlich Spl. ampullaceum und Spl. pedunculatum aufweist. Sämtliche europäischen Arten sind auch im subarktischen Gebiet, Spl. pedunculatum und Spl. vasculosum gleichfalls bis in die Arktis Nordamerikas nachgewiesen worden (1, 341), (20).

Spl. pedunculatum ist in Schlesien nur im höheren Bergland zu finden und steigt dort bis ca. 3000 m an, während Spl. ampullaceum sich der Ebene angepaßt hat, aber bis ca. 1400 m ins höhere Bergland hinaufreicht.

Am Altvaterkegel, in Schlesien und besonders im Riesengebirge ist Spl. pedunculatum häufig. Um die Reifträgerbäude, Schneegrubenbaude und am kleinen Teich ist es nicht selten, an letztgenannter Stelle zusammen mit Spl. ampullaceum. In der Ebene

scheint diese Art mehr und mehr zu verschwinden. Das ehemals sumpfige Weideland ist durch Drainage trockengelegt, entspricht also nicht mehr den hohen Ansprüchen an Feuchtigkeit. So kann man auch hier von einem Kulturflüchtling reden. Vergeblich habe ich in Rheiwiesen am Altvater, woselbst von K. G. Limpricht (2, 167, 170) und Milde (13, 187) beide Arten reichlich beobachtet wurden, infolge Einzäunung der Moorwiesen und Umstellung der Bauern zur Stallwirtschaft gesucht. Die Seefelder, deren Beweidung seit 1913 verboten ist, bargen nach Milde (13, 187) eine üppige Menge von Spl. ampullaceum, deren Reste vielleicht hier und da noch auf faulenden Vegetabilien erhalten sind. Es ist jedoch zu erwarten, daß die in den schlesischen Gebirgen nicht seltenen Arten auch weiterhin erhalten bleiben.

Zusammenfassung.

Faßt man die morphologischen und anatomischen, sowie die ökologischen und ernährungsphysiologischen Charakteristika zusammen, so lassen sich folgende Schlüsse ziehen.

Die Taylorioiden sind nicht an ein Substrat gebunden, das sich im Zersetzungszustande befindet, entbehren demgemäß den zur Verbreitung durch Fliegen notwendigen Riechstoff. Für die Splachneen ergibt sich die Notwendigkeit eines koprofilen Wachstumes, da sie anscheinend an Produkte gebunden sind, die bei der Proteinfäulnis reichlich gebildet werden, namentlich Ammonium und Nitrate. Ein charakteristisches Merkmal hierfür bildet sicher der bereits erwähnte Riechstoff, der die Insekten anlockt.

Zwischen Splachnum und Tetraplodon existieren kurz folgende Hauptunterschiede und begründen teilweise ihre biologischen Eigenarten:

1. In der Anatomie des Gametophyten, die Splachnum als Feuchtigkeitsforderer erkennen läßt, während Tetraplodon an sonnigen, trockenen Orten gedeiht.
2. In dem Bau der Seta, der Apophyse und Urne, besonders in der Gestaltung der Peristomzähne.
3. In der verschiedenen Entwicklungsdauer der beiden Gattungen.

Die Ausführung meiner Arbeiten geschah im Botanischen Institut, Breslau. Für die wertvollen Anregungen möchte ich nicht verfehlen, Herrn Geh. Rat Prof. Dr. Pax sowie den Herren Privatdozenten Dr. v. Lingelsheim und Dr. Limpricht meinen besten Dank zu sagen. Ferner fühle ich mich den Herren Dr. Hj. Möller, Prof. von Wettstein, Prof. Dr. Brotherus, Dr. Szepesfaloz und Dr. J. Schweizer für Beschaffung reichlichen Materiales sowie für Nachbestimmung steriler Arten aufs tiefste verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. *Brotherus in Engler Prantl:* Natürliche Pflanzenfamilien, Leipzig 1924. 2. Aufl. Band 10, S. 333—344.
2. *K. G. Limpricht:* Laubmoosflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Leipzig 1905.
3. *Grebe:* Über Biologie und Geographie der Laubmoose. Hedwigia Bd. 58, 1918.
4. *Haberlandt:* Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsheims Jahrbücher, Bd. 17, 1886, S. 359—498.
5. *Vaisey:* On the morphologie of the sporophyte of Splachnum luteum Annals of. Bot. Vol. V. No. XVIII. p. 1—10.
6. *Bryhn:* Beobachtungen über das Ausstreuen der Sporen bei den Splachnaceen. Biol. Zentr. XVII., 1897, p. 48—54.
7. *v. Wettstein:* Splachnaceenstudien, Entomophilie und Spaltöffnungsapparat. Österr. bot. Zeitg. 1925, p. 65—77.
8. *Möller, Hjalmar:* Löfmossornasutbredning in Sverige, Splachnaceae. Arkiv f. Bot. 10, No. 12, Sonderausgabe.
9. *Schweizer, Jakob:* Polyploidie und Geschlechtsverteilung bei Splachnum sphaericum. Flora 1923, Bd. 116.
10. *Paul:* Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. Englers Jahrbücher 1903.
11. *Haberlandt:* Vgl. Anatomie der Laubmoose. Pringsheims Jahrbücher VI., 1867, p. 363—460.
12. *Meyer, Arthur:* Morpholog. und anatom. Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere I. Jena 1920.
13. *Milde, Julius:* Laubmoosflora von Nieder- und Mitteldeutschland. Leipzig 1869.
14. *Quelle:* Über das Vorkommen von Spl. vasculosum im Harz. Hedwigia 1901.
15. *Molisch, Hans:* Mikrochemie der Pflanzen, Iena 1913.
16. *Roth:* Europäische Laubmoose. Leipzig 1904.
17. *Herzog:* Geographie der Laubmoose. Jena 1926.
18. *v. Linstrow:* Die natürliche Anreicherung von Metallsalzen und anderen organischen Verbindungen in den Pflanzen.
19. *Avuell:* Die Moose der Vega-Expedition. Ark. f. Bot. 15, p. 71. Repertorium spec. nov. regn. vegetabil. Beiheft 31. Dahlem 1925.
20. *Kindberg:* European aud N. American Bryineae, Linkoeping, 1897, Part. 1 u. 2.
21. *Unger:* Über Anatomie und Bau des Moosstammes. Wiener Akademie 43 B, 1861.
22. *Euler, H.:* Grundlage und Ergebnisse der Pflanzenchemie, Braunschweig 1909.
23. *Tunmann, Otto:* Pflanzenmikrochemie, Berlin 1913.

Lebenslauf.

Ich, Johannes Hoffmann, kath. Konfession. Sohn des verstorbenen Apothekers Dr. Max Hoffmann und seiner Ehefrau, geb. Kastner, bin geboren am 8. Juni 1899 in Breslau. Ich besuchte das St. Johannes-Gymnasium zu Breslau und ergriff Ostern 1917 die Laufbahn eines Apothekers mit Primareife. Nach erfolgter Militärzeit legte ich Ostern 1920 als maturer Praktikant mein Vorexamen ab und bezog ein Jahr später die Universität Berlin für ein Semester, die Universität Breslau für die folgenden Semester, woselbst ich Ostern 1923 mein pharmazeutisches Staatsexamen ablegte. Nach einjähriger praktischer Tätigkeit bei meinem Vater arbeitete ich im botanischen Institut zu Breslau bis zur Beendigung vorliegender Arbeit im S.-S. 1926. Während der Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen folgender Herren Professoren, Dozenten und Privatdozenten: Pax, Rupp, Thoms, Gilg, Lummer, Waetzmann, Cloos, v. Lingelsheim, Limpricht, Winkler, Prausnitz, Obst, Helfritz, Hesse, Mitscherlich, Bräuer, Bechtel.

Auch an dieser Stelle sei mir vergönnt, meinen hochverehrten Lehrern meinen aufrichtigsten Dank zu sagen.